

Hembras que cortejan y machos caníbales sexuales en *Allocosa brasiliensis* (Araneae: Lycosidae): una araña lobo con inversión de roles sexuales

Courting females and sexually cannibalistic males in *Allocosa brasiliensis*
(Araneae: Lycosidae): a wolf spider with sex role reversal

Anita Aisenberg¹

¹Doctora en Ciencias Biológicas, Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Avenida Italia 3318, Código Postal 11600, Montevideo, Uruguay. anita.aisenberg@gmail.com

Resumen. La araña lobo *Allocosa brasiliensis* construye cuevas a lo largo de los arenales costeros de Argentina, Brasil y Uruguay. Se trata de uno de los muy escasos ejemplos de inversión de roles sexuales en arañas. A diferencia de lo tradicional para este grupo, los machos son más grandes que las hembras y las hembras salen en búsqueda de pareja, localizan a los machos en sus cuevas e inician el cortejo. Ambos sexos son selectivos al momento del apareamiento: las hembras prefieren a los machos con cuevas más largas y los machos prefieren a hembras vírgenes con mayor peso y ancho abdominal. Existe canibalismo sexual masculino y por lo tanto las hembras que son rechazadas para el apareamiento pueden ser canibalizadas. Este comportamiento tan llamativo y prácticamente único en el Reino Animal ha sido confirmado en el campo. Si ocurre el apareamiento, luego de finalizado, los machos donan sus propias cuevas a las hembras y antes de alejarse obturan las entradas de las cuevas desde el exterior. Cada hembra permanecerá dentro de la cueva masculina, realizará su puesta de huevos allí, y emergerá para la dispersión de las crías. La entrega de la cueva sería costosa ya que los machos quedan expuestos a la depredación y disminuyen sus oportunidades de apareamiento hasta la construcción de otra larga cueva. Se expondrán los avances más recientes de estudios sobre *A. brasiliensis*, analizando causas y consecuencias de las estrategias de hembras y machos a la luz de hipótesis de inversión de roles sexuales.

Abstract. The wolf spider *Allocosa brasiliensis* constructs burrows along the sandy coasts of Argentina, Brazil and Uruguay. It is one of the very few examples of sex role reversal in arachnids. In opposition to the expected pattern for this group, males are larger than females and females search for potential sexual mates, localize males inside their burrows and initiate courtship. Both sexes are selective when taking mating decisions: females prefer those males showing larger burrows and males prefer virgin females with higher weight and abdominal width values. Furthermore, rejected females can be cannibalized. This astonishing male cannibalistic behavior, mostly unique in Animal Kingdom, has been confirmed also at the field. If mating occurs, after it finishes males donate their own burrows to the females and, before leaving, they plug burrow entrances from outside. Each mated female remains inside the male

burrow, oviposits there and leaves the burrow when it is time for spiderling dispersal. Male donation of the burrow is expected to be a high investment for this sex because individuals are exposed to predation and diminish their mating opportunities until the construction of a new long burrow. I will expose the advances of recent studies on *A. brasiliensis*, analyzing the causes and consequences of female and male strategies under sex role reversal hypotheses.

Inversión de roles sexuales

Tradicionalmente, los roles sexuales reflejarán las contribuciones de cada sexo en la producción y mantenimiento de gametos, y en la reproducción en general (Trivers 1972; Andersson 1994; Bonduriansky 2001). Así, la asimetría en inversión en gametos entre hembras y machos determinará que el patrón más extendido sea el de machos competitivos, que intentan maximizar el número de apareamientos, y hembras selectivas que realizan una mayor inversión parental. Sin embargo, en especies en las cuales los machos tienen una alta inversión reproductiva, ya sea durante el cortejo, la cópula, o luego de la misma, los roles sexuales típicos pueden invertirse de los patrones esperados. De acuerdo con Gwynne (1991), en los casos de inversión de roles sexuales las hembras serán quienes salen en búsqueda de machos, los cortejan, y hasta podrán competir por sus potenciales parejas, y los machos se podrán volver selectivos. Se considera que la inversión de roles es total cuando solamente los machos son selectivos, y parcial cuando ambos sexos son selectivos al momento del apareamiento (Gwynne 1991). Estos cambios en los roles sexuales esperados pueden ser acompañados por cambios en el dimorfismo sexual típico para ese grupo animal (Andersson 1994). La inversión de roles sexuales ha sido descrita o sugerida en aves, anfibios, peces, crustáceos, insectos (Gwynne 1991; Eens y Pinxten 2000; Bonduriansky 2001), y existen dos casos citados en arañas del género *Allocosa* (Aisenberg *et al.* 2007; Aisenberg y Costa 2008), de los cuales trataremos en detalle a *Allocosa brasiliensis* en la siguiente sección.

La mayoría de los ejemplos de inversión de roles sexuales en vertebrados provienen de especies en las que existe inversión paternal, y tanto los roles durante el cortejo como la inversión en la progenie difieren de lo esperado para ese grupo animal. Sin embargo, algunos artrópodos sin inversión paternal muestran patrones inesperados sobre el sexo vagabundo que inicia el cortejo y el sexo selectivo. En estos casos, se cree que una elevada contribución masculina asociada con el cortejo, la entrega de regalos nupciales costosos o el esfuerzo de cópula, podrían explicar los patrones encontrados (Bonduriansky 2001; Vahed 2007). Asimismo, existen especies con alta inversión paternal que no presentan inversión de roles sexuales (Gwynne 1991; Eens y Pinxten 2000).

Por lo tanto, las causas principales moldeando la inversión de roles sexuales son debatidas. Lo que podemos afirmar es que éstos cambios en los roles típicos se asocian con una inversión reproductiva masculina que iguala o excede la inversión femenina, reduciendo las posibilidades de apareamiento de los machos y transformándolos en el recurso escaso por el cual es preciso competir (Gwynne 1991). Sin embargo, los altos costos reproductivos masculinos no determinan

per se la inversión de roles sexuales y posiblemente muchos factores relacionados con la historia natural, ecología, comportamiento e historia filogenética de cada especie deben ser considerados.

En resumen, estas excepciones comportamentales quizás estén más extendidas que lo esperado y estudios futuros sobre estos tópicos aportarán hacia decidir si se trata realmente de excepciones o si las reglas deben ser re-analizadas a la luz de estos casos.

Una araña lobo sudamericana con inversión de roles sexuales

Allocosa brasiliensis (Petrunkévitch 1910), llamada también araña blanca de los arenales, construye cuevas en los arenales costeros de Argentina, Brasil y Uruguay (Capocasale 1990). Esta araña lobo permanece en sus cuevas durante el día y en los meses más fríos del año, volviéndose muy activa en las noches de verano (Costa 1995; Costa *et al.* 2006). Su coloración blanquecina la hace críptica con el entorno arenoso. *A. brasiliensis* presenta inversión de roles sexuales y de dimorfismo sexual de tamaño, típico en arañas (Aisenberg *et al.* 2007). A diferencia de lo que ocurre en la gran mayoría, los machos son más grandes que las hembras y son sedentarios, permanecen enterrados dentro de sus cuevas por largos períodos prácticamente sin alimentarse (Aisenberg *et al.* 2009, 2010b, 2011b). Las hembras, en cambio, son el sexo móvil y quienes salen en búsqueda de potenciales parejas e inician el cortejo (Aisenberg *et al.* 2007). Los machos emiten feromonas sexuales que ayudan a las hembras a localizarlos (Aisenberg *et al.* 2010a). Luego de localizar a un macho, la hembra se asoma a la cueva masculina y comienza a sacudir sus patas delanteras, enfrentándolas hacia el macho (Aisenberg *et al.* 2007). El macho puede responder realizando vigorosas sacudidas corporales retrocediendo hasta llegar al final de la cueva. La hembra lo sigue y, si el cortejo continúa, ambos sexos intercambian posiciones, quedando la hembra en el fondo de la cueva masculina y el macho enfrentado, localizado más cerca de la entrada de la cueva. Las hembras son selectivas con respecto al largo de las cuevas masculinas (Aisenberg *et al.* 2007), prefiriendo a aquellos machos que presentan cuevas más largas. Posiblemente durante el cortejo y mientras sigue al macho hacia el fondo de la cueva, la hembra inspeccionaría las características de las mismas y tomaría la decisión de aparearse o dejar la cueva.

La cópula ocurre en la típica posición descripta para arañas lobo (Foelix 2011), pero en este caso verticalmente, con el macho localizado por encima de la hembra en sentidos opuestos. Luego de la cópula, que incluye varias montas y desmontas, el macho abandona su cueva y cierra la entrada completamente desde el exterior (Aisenberg *et al.* 2007). La hembra permanecerá dentro de la cueva masculina y allí realizará su puesta de ooteca, abandonando la cueva al momento de la dispersión de las crías (Costa *et al.* 2006; Postiglioni *et al.* 2008). Las hembras pueden poner hasta cuatro ootecas a lo largo de un período reproductivo y la más exitosa es la primera puesta (Postiglioni *et al.* 2008). Las hembras no construyen cuevas profundas como las de los machos, sino refugios provisorios (Aisenberg *et al.* 2007; Aisenberg y Peretti 2011). De hecho, son los machos quienes poseen setas modificadas en forma de pala localizadas en el área distal del palpo, que facilitarían la eficiencia durante el cavado (Aisenberg *et al.* 2010b). Para obtener una

cueva larga con las condiciones adecuadas para realizar las siguientes puestas de huevos, las hembras deberán aceptar nuevos apareamientos. Por otro lado, los machos necesitarán construir cuevas nuevas para obtener refugio y generar más oportunidades de apareamiento.

La donación de la cueva masculina a modo de regalo nupcial se puede considerar costosa para este sexo ya que se limitan las oportunidades de apareamiento hasta la construcción de otras cuevas largas. Se requerirá de una alta inversión energética en términos de los comportamientos de excavación per se, la producción de seda y la deposición de múltiples capas de seda para mantener una cueva larga y estable en arena (Aisenberg y Peretti 2011). Considerando la alta inversión reproductiva masculina por machos de *A. brasiliensis* y bajo hipótesis de inversión de roles sexuales, se esperaría que los machos también sean selectivos al momento del apareamiento.

Machos exigentes y canibalismo sexual invertido en *A. brasiliensis*

Estudios que analizaron el comportamiento sexual en esta especie encontraron que los machos sí son selectivos al momento de tomar decisiones de apareamiento (Aisenberg *et al.* 2011b). Los machos prefieren aparearse con hembras vírgenes que posean mayor peso y ancho abdominal. Ambas características estarían asociadas con una mayor descendencia. La primera ooteca es la más exitosa en número de huevos y, al aparearse con una hembra virgen que luego quedará enterrada en su cueva hasta la emergencia de las crías, el macho se asegura esta primera camada. Por otra parte, en arañas se considera que el peso y ancho abdominal se asocian positivamente con un mayor número de huevos (Wise y Wagner 1992).

El hecho más llamativo de la selectividad masculina es que las hembras rechazadas de *A. brasiliensis* pueden ser canibalizadas por los machos (Aisenberg *et al.* 2011b). El canibalismo masculino sobre hembras se considera un fenómeno poco frecuente y las muy escasas citas sobre casos de ésta índole provienen de enfrentamientos realizados en condiciones de cautiverio (Elgar 1992; Prenter *et al.* 2006). Sin embargo, se han encontrado machos de *A. brasiliensis* canibalizando hembras en condiciones naturales, en el campo (Aisenberg *et al.* 2009). En general, en arácnidos los machos son las víctimas más frecuentes debido a su menor tamaño y mayor vulnerabilidad cuando se acercan a las hembras (Wilder *et al.* 2009). Sin embargo, en *A. brasiliensis* los machos son más grandes que las hembras y son las hembras quienes se acercan a éstos e inician el cortejo. La alta inversión reproductiva masculina que afecta la tasa de apareamiento en este sexo estaría de acuerdo con esta elección extrema por parte de los machos (Aisenberg *et al.* 2011b). Los ataques siempre ocurrieron luego del cortejo de ambos sexos, durante la monta pero previo a las inserciones palpareas.

Por lo tanto, en el caso de *Allocosa brasiliensis* es preciso reinterpretar las hipótesis previamente utilizadas para explicar el canibalismo sexual femenino sobre machos. En este caso no se puede tratar de un caso de desconocimiento de identidad (Gould 1984), debido a que ambos sexos cortejaron en todos los casos. Tampoco los resultados estarían de acuerdo con hipótesis de

forrajeo adaptativo de Newman y Elgar (1991), ya que no ocurrió que los machos con menor peso y/o ancho abdominal atacaran con mayor frecuencia (Aisenberg *et al.* 2011b). Tampoco nuestros resultados concuerdan con hipótesis de agresividad desbordada (Arnqvist y Henriksson 1997); los ataques masculinos no fueron indiscriminados sino hacia hembras con ciertas características. El canibalismo sexual masculino descrito para *A. brasiliensis* concuerda con hipótesis de elección extrema (Elgar y Nash 1988), que proponen que el macho decidiría entre aparearse o canibalizar de acuerdo a la calidad de la hembra.

El canibalismo sexual masculino descrito para *A. brasiliensis* sería otra excepción más a lo tradicional. Se trata del primer caso de canibalismo sexual invertido en arañas y uno de los muy escasos ejemplos para el Reino Animal (Aisenberg *et al.* 2011b). El hecho de que luego de cada apareamiento la hembra queda en la cueva masculina hasta la emergencia de las crías, asegurará al macho de que la hembra que lo visita no se ha apareado con él, al menos en un tiempo cercano. Por otra parte, las hembras al no ser buenas cavadoras y precisar nuevas cuevas para realizar sus puestas de huevos, se arriesgan a obtener un nuevo apareamiento y cueva, o morir.

Algunos estudios recientes realizados en esta especie y proyecciones

Estudios recientes realizados sobre esta especie han descrito los ataques de avispas parasitoides del género *Anoplius* sobre *A. brasiliensis*, hecho que ocurriría con mayor frecuencia en hembras y juveniles que en machos adultos (Stanley *et al.* 2013). Posiblemente, las cuevas más largas y mayor tamaño corporal masculino podrían estar relacionados con una más efectiva defensa contra estas avispas.

Asimismo, nos encontramos poniendo a prueba si los machos son capaces de responder a un rechazo femenino alargando sus cuevas hacia una posterior visita femenina. Resultados preliminares indican que efectivamente alargan sus cuevas de acuerdo a la disponibilidad y calidad de hembras confirmando que existe plasticidad con respecto al comportamiento constructor en esta especie (Baldenegro *et al.* 2012). También nos encontramos poniendo a prueba la plasticidad en el comportamiento constructor de acuerdo a la granulometría del sustrato (De Simone *et al.* 2012; Albín *et al.*, en preparación). *A. brasiliensis*, presenta una distribución muy amplia que también implica una variación en las características del sustrato arenoso. De acuerdo con resultados de un reciente estudio, los individuos de *A. brasiliensis* presentan una variación en la longitud de la cueva de acuerdo a la granulometría del sustrato: en arenas de grano grueso, las cuevas masculinas son más largas que en arena fina (De Simone *et al.* 2012). Dando opción simultánea de elección de sustrato, los machos prefieren con mayor frecuencia cavar en arena gruesa con respecto a arena de grano fino (Albín *et al.*, en preparación). Dado que el comportamiento constructor se puede considerar costoso sobre todo por la producción y deposición de seda (Aisenberg y Peretti 2011), mantener una cueva estable en arena fina requerirá de más capas de seda que si se construye en arena de grano más grueso, lo cual podría explicar las diferencias encontradas.

En este momento nos encontramos analizando los mecanismos de discriminación entre hembras vírgenes y copuladas que utilizarían los machos, y analizando cómo afectan variables como el pasado reproductivo y el estado nutricional de los machos sobre la existencia de canibalismo sexual en esta especie.

Por último, cabe destacar la importancia de los estudios en esta araña lobo sudamericana hacia una mejor comprensión de las presiones conduciendo los roles sexuales y el canibalismo sexual en arácnidos.

Literatura citada

- AISENBERG, A.; BARUFFALDI, L.; GONZÁLEZ, M. 2010a. Behavioural evidence of male volatile pheromones in the sex-role reversed wolf spiders *Allocosa brasiliensis* and *Allocosa alticeps*. *Naturwissenschaften* 97: 63-70.
- AISENBERG, A.; COSTA, F. G. 2008. Reproductive isolation and sex role reversal in two sympatric sand-dwelling wolf spiders of the genus *Allocosa*. *Canadian Journal of Zoology* 86: 648-658.
- AISENBERG, A.; COSTA, F. G.; GONZÁLEZ, M. 2011a. Male sexual cannibalism in a sand-dwelling wolf spider with sex role reversal. *Biological Journal of The Linnean Society* 103: 68-75.
- AISENBERG, A.; COSTA, F. G.; GONZÁLEZ, M.; POSTIGLIONI, R.; PÉREZ-MILES, F. 2010b. Sexual dimorphism in chelicerae, forelegs and palpal traits in two burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae) with sex-role reversal. *Journal of Natural History* 44: 1189-1202.
- AISENBERG, A.; GONZÁLEZ, M.; LABORDA, Á.; POSTIGLIONI, R.; SIMÓ, M. 2009. Reversed cannibalism, foraging and surface activities of *Allocosa alticeps* and *Allocosa brasiliensis* (Lycosidae), two wolf spiders from coastal sand dunes. *Journal of Arachnology* 37: 135–138.
- AISENBERG, A.; PERETTI, A. V. 2011. Male burrow digging in a sex role reversed spider inhabiting water-margin environments. *Bulletin of the British Arachnological Society* 15: 201–204.
- AISENBERG, A.; SIMÓ, M.; JORGE, C. 2011b. Spider as a model towards the conservation of coastal sand dunes in Uruguay. En: *Sand dunes: Conservation, Shapes/Types and Desertification* (J. A. Murphy, ed.), pp. 75-93. NOVA Science Publishers, USA.
- AISENBERG, A.; VIERA, C.; COSTA, F. G. 2007. Daring females, devoted males and reversed sexual size dimorphism in the sand-dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 29-35.
- ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection. Princeton: Princeton University Press.
- ARNQVIST, G.; HENRIKSSON, S. 1997. Sexual cannibalism in the fishing spider and a model for the evolution of sexual cannibalism based on genetic constraints. *Evolutionary Ecology* 11: 255–273.
- BALDENEGRO, F.; CARBALLO, M.; AISENBERG, A. 2012. Modificación del largo de las cuevas tras el rechazo femenino en machos de *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Proceedings II Congreso Uruguayo de Zoología*, Montevideo: 23
- BONDURIANSKY, R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews* 76: 305–339.

- COSTA, F. G. 1995. Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp. (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del sur del Uruguay. *Revista Brasileira de Biologia* 55(3): 457-466.
- COSTA, F. G.; SIMÓ, M.; AISENBERG, A. 2006. Composición y ecología de la fauna epígea de Marindia (Canelones, Uruguay) con especial énfasis en las arañas: un estudio de dos años con trampas de intercepción. En: *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya* (R. Menafrá, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino & D. Conde, eds.), pp. 427-436. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo
- DE SIMONE, G.; AISENBERG, A.; PERETTI, A.V. 2012. Respuesta diferencial en el cavado en diferentes sustratos en una araña lobo con inversión de roles sexuales. *Proceedings II Congreso Uruguayo de Zoología*, Montevideo: 66
- EENS, M.; PINXTEN, R. 2000. Sex-role reversal in vertebrates: behavioural and endocrinological accounts. *Behavioural Processes* 51: 135-147.
- ELGAR, M. A. 1992. Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates. pp. 128-155. En: Elgar, M. A.; Crespi, B. J. (Eds.) *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa* (Oxford University Press, Oxford).
- ELGAR, M. A.; NASH, D. R. 1988. Sexual cannibalism in the garden spider *Araneus diadematus*. *Animal Behaviour* 36: 1511-1517.
- FOELIX, R. F. 2011. *Biology of spiders*. New York: Oxford University Press.
- GOULD, S. J. 1984. Only his wings remained. *Natural History* 93: 10-18.
- GWYNNE, D. T. 1991. Sexual competition among females: what causes courtship-role reversal? *Trends in Ecology and Evolution* 6: 118-121.
- NEWMAN, J. A.; ELGAR, M. A. 1991. Sexual cannibalism in orbweaving spiders: an economic model. *American Naturalist* 138: 1372-1395.
- POSTIGLIONI, R.; GONZÁLEZ, M.; AISENBERG, A. 2008. Permanencia en la cueva masculina y producción de ootecas en dos arañas lobo de los arenales costeros. *Proceedings of the XI Jornadas de Zoología del Uruguay*, Montevideo, Uruguay: 145
- PRENTER, J.; MACNEIL, C.; ELWOOD, RW. 2006. Sexual cannibalism and mate choice. *Animal Behaviour* 71: 481-490.
- STANLEY, E.; TOSCANO-GADEA, C.; AISENBERG, A. 2013. Spider hawk in sand dunes: *Anoplius bicinctus* (Hymenoptera: Pompilidae), a parasitoid wasp of the sex-role reversed spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Insect Behavior*. DOI 10.1007/s10905-012-9369-x
- TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man 1871-1971* (B. Campbell, ed.), pp. 136-179. Aldine: Chicago.
- VAHED, K. 2007. All that glitters is not gold: sensory bias, sexual conflict and nuptial feeding in insects and spiders. *Ethology* 113:105-127.
- WILDER, S. M.; RYPSTRA, A. L.; ELGAR, M. A. 2009. The importance of ecological and phylogenetic conditions for the occurrence and frequency of sexual cannibalism. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 21-39.